

Recherches sur les variations stationnelles des cycles biogéochimiques en forêt ombrophile de Côte d'Ivoire

France BERNHARD-REVERSAT

ORSTOM, BP 1386, Dakar, Sénégal

RÉSUMÉ

Les cycles biogéochimiques des éléments minéraux ont été étudiés dans cinq stations en forêt ombrophile sempervirente de Côte d'Ivoire. Trois stations sont situées en forêt naturelle et deux en forêt plantée. Des essais de comparaison ont été faits entre situations topographiques différentes et entre roches-mères différentes.

Sur sols sableux, la topographie influe sur la répartition des cations dans le sol, sur leur recyclage dans la végétation ainsi que sur le comportement de la matière organique du sol.

L'immobilisation et le recyclage des cations sont également en relation avec la nature de la roche-mère. Celle-ci a aussi une influence importante sur le cycle de l'azote, aussi bien au niveau de la minéralisation dans le sol qu'au niveau de l'absorption par la végétation.

ABSTRACT

Nutrient cycles were studied in 5 sites of the rain forest in Ivory Coast. Three sites were in natural forest and two sites in planted forest. Sites on plateau and talweg were first compared, and then sites on two different parent materials (tertiary sands and birrimian shales).

On sandy soils topography influenced cation distribution. Cations were leached from the slopes by

run-off waters and accumulated in the lower part of the talweg. Consequently the pH was raised in this last site. Immobilisation and cycling of K and Ca were greater in the talweg site while Mg did not follow is pattern. Differences in soil cations and pH resulted in different behaviour of soil organic matter. On the plateau site litter decomposition was slower than in the talweg and a thin humus horizon was observed in the top-soil. No organic matter accumulation occurred in the talweg soil.

Soil on sandy material was poor in cations and had a lower clay content than soil on birrimian shales. Soil on birrimian rock had a high gravel content (50 to 80%) and although the cation content of fine soil was higher than in sandy soils, the total soil reserves were lower. Ca immobilisation in vegetation was more important on birrimian rock than on sandy rock, while the reverse was observed for K and Mg. These facts were supposed to be in relation with relative mobility of cations and with competition at the plant absorption level. Studies of N mineralisation in litter and top soil showed a slower rate of mineral N release on birrimian material and on these soils fewer N was immobilised and cycled in vegetation. The possible relation between these facts and rates of degradation of leaf tannins is discussed, tannins being known to protect proteins from degradation.

It is concluded that in the studied ecosystems, N, Ca and Mg biological cycles were strongly dependent on parent rock, while K and P cycles were more dependent on topography related factors.

1. INTRODUCTION

Bien que la forêt ombrophile soit souvent considérée comme un ensemble homogène, l'étude des cycles biogéochimiques en forêt de basse Côte d'Ivoire a permis d'observer une variabilité importante entre diverses stations. Nous essaierons ici de rechercher quels sont les principaux facteurs à l'origine des différences observées, en nous basant en partie sur des résultats publiés précédemment (Bernhard-Reversat, 1970, 1972, 1974, 1975a ; Huttel et Bernhard-Reversat, 1975).

Nous résumerons rapidement la description de la

zone étudiée (Bernhard-Reversat et Huttel, 1975). Le climat est de type sub-équatorial avec deux saisons pluvieuses et deux saisons sèches, et une pluviométrie annuelle de 2 100 mm (Banco) et 1 800 mm (Yapo). Les sols sont du type ferrallitique à horizons B fortement désaturés, appauvris sur sables tertiaires, ou remaniés sur schistes birrimiens. La végétation naturelle est la forêt ombrophile sempervirente. Les biotopes étudiés correspondent soit à une forêt ancienne ayant subi une exploitation forestière à des périodes plus ou moins éloignées, soit à une forêt plantée en framiré (*Terminalia ivorensis*).

Les stations étudiées sont au nombre de 5, et sont définies au tableau I. Nous pourrions comparer d'une

TABLEAU I

Caractérisation des Stations étudiées

Station	Lieu	Roche-mère	Végétation naturelle (1)	Forêt
Banco plateau	Banco	Sables tertiaires	Turraeantho-Heisterietum	Ancienne
Banco talweg	Banco	Sables tertiaires	—	Ancienne
Banco framiré	Banco	Sables tertiaires	—	Plantée
Yapo	Yapo	Schistes birrimiens	Diospyro-Mapanietum	Ancienne
Yapo framiré	l'Abbé	Schistes birrimiens	—	Plantée

part les stations sur sables tertiaires et les stations sur schistes birrimiens, et d'autre part sur un même substrat une station sur plateau et une station en bas de pente (2).

La difficulté de telles comparaisons apparaît si l'on considère le nombre restreint de placettes étudiées et l'hétérogénéité de la forêt. Cette hétérogénéité concerne d'une part le relief, auquel semble être lié l'abondance relative de certaines espèces, d'autre part la tendance à l'agrégation de certaines espèces souvent liées au mode de dissémination des graines, enfin la discontinuité de la strate supérieure et la présence de nombreux chablis naturels.

Le problème de l'échantillonnage en forêt tropicale pluvieuse (surface et nombre de placettes) reste à résoudre ; aussi le choix de parcelles aussi représen-

tatives que possible des forêts étudiées n'a pu se faire que de façon empirique et la généralisation des résultats obtenus est délicate ; cependant, nous nous sommes aidés pour cela des observations que nous avons faites en parcourant la forêt, de certaines mesures effectuées en dehors des parcelles, et des résultats obtenus par d'autres chercheurs dans ces mêmes forêts, concernant les sols (Perraud, 1971a et b), la composition floristique (Guillaumet et Adjanohoun, 1971), la dendrométrie (Huttel, 1975).

2. METHODES ET RESULTATS

2.1. Les problèmes théoriques

L'étude quantitative des cycles biogéochimiques dans un écosystème forestier nécessite une schématisation et plusieurs modèles ont été proposés, mais les distinctions entre les différents compartiments ne sont pas toujours aisées.

(1) D'après G. Mangenot, 1955.

(2) La comparaison entre forêt naturelle et plantations a été discutée dans une autre publication (BERNHARD-REVERSAT, 1976).

Ainsi le compartiment « végétation » regroupe des organes qui immobilisent les éléments minéraux pendant des durées très différentes : une partie des éléments minéraux du tronc sera immobilisée pendant la durée de vie de l'arbre et ne sera libérée qu'après sa décomposition, ce qui correspond à plusieurs dizaines, voire centaines d'années. Les feuilles immobilisent une certaine quantité d'éléments minéraux pendant 12 à 24 mois mais un recyclage plus rapide intervient par le pluviollessivage. Entre ces deux extrêmes les rameaux, les branches et les racines constituent une série de stocks de durée intermédiaire.

Le compartiment représenté par la matière organique du sol est peut-être le plus complexe tant par la diversité des entrées (litière des feuilles, débris ligneux, décomposition des racines, pluviollessivage, débris animaux, microflore) que par les transformations internes dont il est le siège ; ces transformations conduisent en partie à une minéralisation des constituants des débris animaux, végétaux et microbiens, en partie à un stockage organique, plus ou moins stable, par humification.

Les éléments minéraux libérés par la décomposition peuvent être absorbés par les racines au niveau de la litière (Went et Stark, 1968) ou au niveau du sol, ou être adsorbés sur le complexe échangeable du sol, ou être fixés dans des formes minérales insolubles pour une durée variable.

Enfin à ce niveau, la limite entre le système et l'extérieur est difficile à préciser, l'extérieur pouvant être défini comme « tous les minéraux susceptibles d'altération » (Ulrich, 1973) ou comme la roche-mère (Duvignaud, 1974).

Le problème de l'estimation des entrées dans le système et des sorties est également difficile à résoudre. Les apports comprennent les éléments entrant par les précipitations, l'azote fixé par les microorganismes, et l'altération chimique et biologique du substrat. Les entrées par altération du substrat ont été estimées dans certains cas d'importance égale ou supérieure à l'apport par les pluies (Ulrich, 1973 ; Jordan *et al.*, 1972). Aucune donnée ne nous permet de faire des estimations dans les milieux étudiés ici ; si les sables tertiaires semblent trop pauvres pour représenter une source importante d'éléments minéraux, il n'en est peut-être pas de même pour les schistes.

2.2. Méthodes et résultats

Le tableau II donne les quantités de matière organique dans les sites étudiés. Ces valeurs ont permis d'établir les données concernant les éléments minéraux qui figurent dans les tableaux III à VII.

TABLEAU II

Biomasse et matière organique dans les sites étudiés

	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo	Yapo framiré
Biomasse aérienne, t/ha (1)	510	510	240	470	190
Accroissement annuel, t/ha/an (1)	4,6	3,0	6	4,6	8
Chute de litière, t/ha/an	11,9	9,2	8,3	9,6	8,6
Matière organique du sol, t/ha					
0 - 10 cm	50	29	60	37	60
0 - 50 cm	170	100	—	70	—
Coefficient de décomposition de la litière : <i>k</i> (2)	3,3	4,2	3,2	3,6	2,5

(1) Mesures faites par Huttel (Huttel et Bernhard-Reversat, 1975)

(2) *k* = apport annuel/stock moyen de litière sur le sol.

TABLEAU III
L'azote dans les sites étudiés

	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo forêt	Yapo framiré
1 Apport par les pluies, kg/ha/an	21				
2 Immobilisation dans la biomasse aérienne, kg/ha	1 400		700	1 000	470
3 Immobilisation annuelle, kg/ha/an	12	8	13	10	15
4 Apport au sol par la litière, kg/ha/an	170	158	156	113	112
5 Lessivé sur la végétation, kg/ha/an	60	60	31	13	15
6 Absorption (total 3+4+5), kg/ha/an	242	226	200	136	142
7 N total du sol, kg/ha 0 - 10 cm	1 720	1 220	2 200	1 560	2 600
0 - 50 cm	6 500	5 800	—	2 600	—
Minéralisation annuelle 0 - 10 cm + litière, kg/ha/an	175	168	360	128	160
8 Circulation dans le sol, 0 - 40 cm, rapport lysim./pluviom.	1,0	1,5	—	3,9	—
9 Teneur des eaux de cours d'eau, mg/l moyenne	1,1		—	2,2	—
extrêmes	0,2 - 1,8		—	1,6 - 2,8	—

TABLEAU IV
Le phosphore dans les sites étudiés

	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo forêt	Yapo framiré
1 Apport par les pluies, kg/ha/an	0,5				
2 Immobilisation dans la biomasse, kg/ha ..	100		42	70	26
3 Immobilisation annuelle, kg/ha/an	1	1	1	1	1
4 Apport au sol par la litière, kg/ha/an	8	14	8,5	4	4
5 Lessivé sur la végétation, kg/ha/an	1,5	9,5	12,5	5,5	2,5
6 Absorption (total 3+4+5), kg/ha/an	11	25	22	11	8
7 Phosphore assimilable 0 - 50 cm, kg/ha ..	50	330	330*	25	25*
Phosphore total	350	750	—	100	—
8 Circulation dans le sol, 0 - 40 cm, rapport lysim./pluviom.	0,23	0,20	—	0,17	—
9 Teneurs des cours d'eau, mg/l moyenne	0,02		—	0,07	—
extrêmes	0,01 - 0,20		—	0,05 - 0,10	—

* Estimé égal aux quantités trouvées en forêt en situation topographique identique.

TABLEAU V

Le potassium dans les sites étudiés

	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo forêt	Yapo framiré
1 Apport par les pluies, kg/ha/an	5,5				
2 Immobilisation dans la biomasse, kg/ha ..	600		230	350	150
3 Immobilisation annuelle, kg/ha/an	6	4	5	5	5
4 Apport au sol par la litière, kg/ha/an	28	81	33	26	42
5 Lessivé sur la végétation, kg/ha/an	60	170	75	82	81
6 Absorption (total 3+4+5), kg/ha/an	94	255	113	114	128
7 K échangeable, 0 - 50 cm, kg/ha	80	160	120	115	90
8 Circulation dans le sol, 0 - 40 cm, rapport lysim./pluviom.	0,51	0,58	—	0,60	—
9 Teneurs des cours d'eau, mg/l moyenne	0,44		—	1,4	—
extrêmes	0,25 - 0,65		—	1,2 - 2,1	—

TABLEAU VI

Le calcium dans les sites étudiés

	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo	Yapo framiré
1 Apport par les pluies, kg/ha/an	16				
2 Immobilisation dans la biomasse, kg/ha ..	1 200		730	1 900	1 030
3 Immobilisation annuelle, kg/ha/an	11	8	17	23	41
4 Apport au sol par la litière, kg/ha/an	61	85	65	105	120
5 Lessivé sur la végétation, kg/ha/an	23	31	25	19	24
6 Absorption (total 3+4+5), kg/ha/an	95	124	107	147	185
7 Ca échangeable, 0 - 50 cm, kg/ha	100	200	20	215	190
8 Circulation dans le sol, 0 - 40 cm, rapport lysim./pluviom.	2,0	3,6	—	2,6	—
9 Teneurs des cours d'eau, mg/l moyenne	1,6		—	1,8	—
extrêmes	0,5 - 5,6		—	0,8 - 2,5	—

TABLEAU VII

Le magnésium dans les sites étudiés

	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo	Yapo framiré
1 Apport par les pluies, kg/ha/an	7				
2 Immobilisation dans la biomasse, kg/ha . .	530		180	180	75
3 Immobilisation annuelle, kg/ha/an	5	3	4	2	2
4 Apport par la litière, kg/ha/an	51	36	35	23	26
5 Lessivé sur la végétation, kg/ha/an	34	41	14	16	6
6 Absorption (total 3+4+5), kg/ha/an	90	80	53	41	34
7 Mg échangeable, 0 - 50 cm, kg/ha	80	110	80	95	150
8 Circulation dans le sol, 0 - 40 cm, rapport lysim./pluviom.	1,0	1,5		2,1	
9 Teneurs des cours d'eau, mg/l moyenne extrêmes	1,0 0,5 - 2,3			0,9 0,2 - 1,6	

La figure 1 schématise les résultats exposés dans ces tableaux.

Dans ces tableaux la ligne 1 représente les apports à l'écosystème par les pluies qui ont été estimées d'après les mesures de Roose (1974) sur plusieurs années en basse Côte d'Ivoire, et de Mathieu et Monnet (1972) en moyenne Côte d'Ivoire, complétées par quelques mesures que nous avons faites.

La ligne 2 donne les valeurs de la minéralomasse aérienne (troncs, branches, rameaux et feuilles) d'où sont exclus les lianes et les arbustes. La méthode utilisée consiste à analyser le bois fort des principales espèces et à extrapoler à l'ensemble de la biomasse moyenne de la forêt ; les résultats donnent un ordre de grandeur dont la précision est faible ; cette méthode semble suffisante cependant pour mettre en évidence des différences entre les sites étudiés.

La ligne 3 donne une estimation des éléments immobilisés annuellement par la croissance des troncs. Celle-ci a été mesurée en forêt à l'aide de dendromètres à ruban (Huttel et Bernhard-Reversat, 1975) et estimée en plantation en divisant la biomasse par l'âge.

Les lignes 4 et 5 concernent les transferts entre la végétation et le sol, mesurés selon des méthodes

classiques (Bernhard, 1970 et Bernhard-Reversat, 1975b).

La ligne 6 est une estimation de l'absorption annuelle d'éléments minéraux par la végétation, en la supposant égale à la somme des éléments restitués annuellement au sol et de l'immobilisation par la croissance du bois. Cette hypothèse s'appuie sur la notion d'équilibre climacique et nécessiterait des mesures pendant un temps suffisant pour intégrer les variations interannuelles. Cependant, à défaut d'autre possibilité, nous adopterons cette méthode d'estimation.

La ligne 7 représente les réserves du sol. Les analyses de bases échangeables donnent des estimations peu précises étant donné la grande variabilité dans le temps et la faible fréquence des mesures (3-4 périodes différentes en forêt naturelle, 1 fois en plantations). La variabilité dans l'espace est également élevée et pour 6 prélèvements on obtient dans l'horizon 0-10 cm un intervalle de confiance (au risque 5 %) de 20 à 30 % pour le potassium, 50 à 80 % pour le calcium, 40 à 70 % pour le magnésium ; cette variabilité diminue dans les horizons inférieurs.

Les lignes 8 et 9 donnent des paramètres permettant de comparer dans les divers sites l'importance

de la lixiviation des éléments minéraux, mais ne donnent pas de valeurs absolues des pertes par cette voie. La ligne 8 est le rapport des concentrations des eaux recueillies dans des lysimètres à 40 cm de profondeur, et des eaux de pluviomètres situées à

proximité immédiate des premiers. La ligne 9 donne les concentrations en éléments des eaux de cours d'eau prenant leur source et coulant en forêt ; les moyennes ont été obtenues sur 9 prélèvements au Banco et 6 à Yapo.

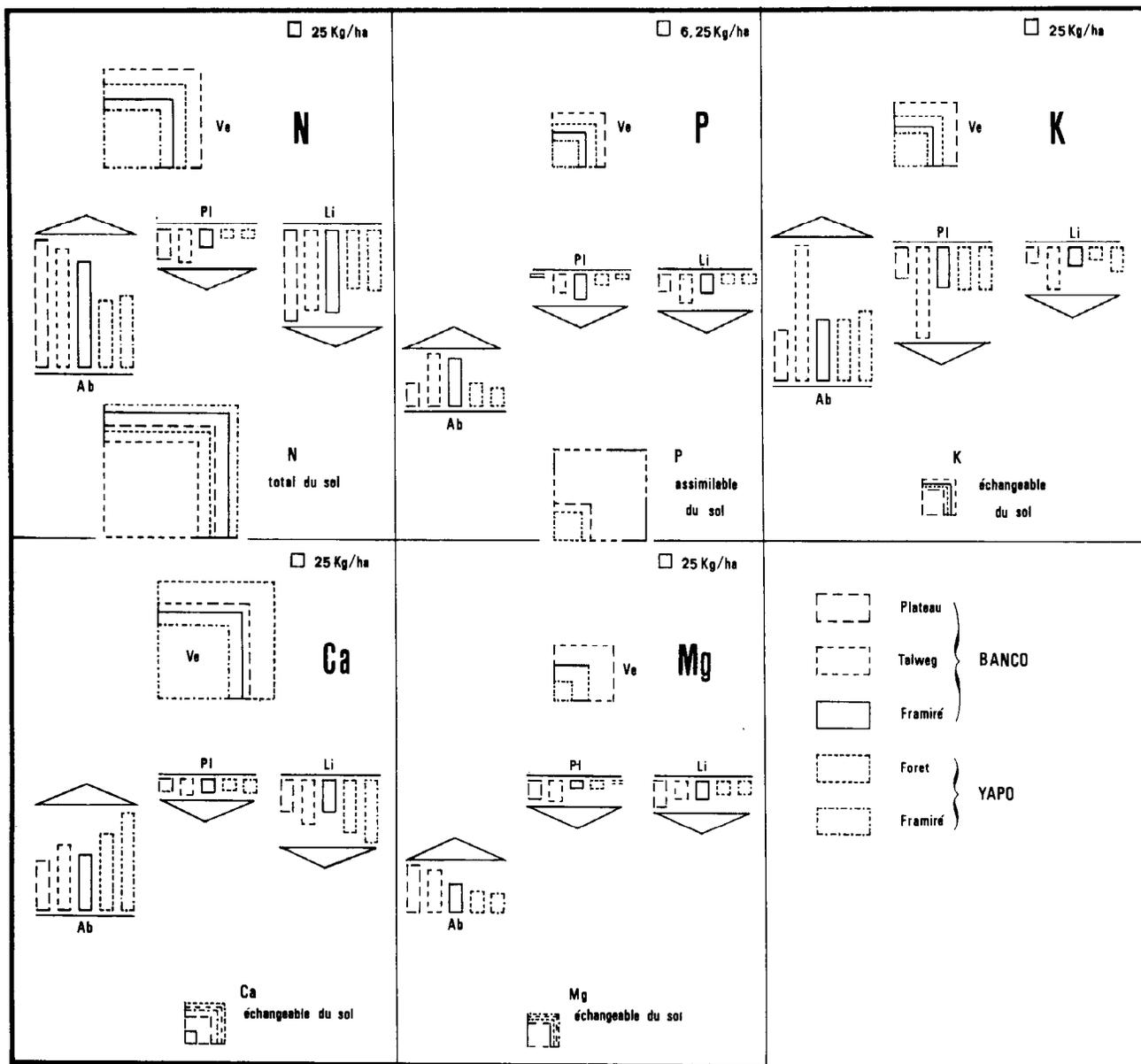


FIG. 1. — Schématisation des cycles biogéochimiques dans les 5 stations étudiées.
Ve : végétation. Pl : pluviollessivage. Li : litière. Ab : absorption

3. DISCUSSION

3.1. Le facteur topographique

A partir d'une même roche-mère on trouve des sols différenciés en fonction du relief. Sur les sables tertiaires, le talweg porte un sol colluvial dont la granulométrie est différente de celle du plateau : la teneur en argile y est relativement constante entre 30 et 250 cm donnant une texture sablo-argileuse alors que sur le plateau, la teneur en argile, faible en surface, augmente en profondeur pour donner une texture argilo-sableuse. L'analyse par spectrographie aux rayons X a montré que les argiles étaient de composition identique dans les deux cas.

3.1.1. LE CYCLE DES CATIONS

Le sol du talweg reçoit les eaux de ruissellement et de drainage oblique des versants, susceptibles de transporter des éléments minéraux en solution. Le bilan du *potassium* a montré que celui-ci était bien retenu par l'écosystème (Bernhard-Reversat, 1974, 1975) et Mathieu (1972) étudiant un autre type de forêt en Côte d'Ivoire, conclut de même que les eaux de ruissellement et de drainage ne déplacent que peu de potassium. Cependant, le potassium ainsi déplacé peut être fixé par les argiles dans le talweg, et ceci se traduit par une teneur plus élevée du sol en potassium total aussi bien qu'en potassium échangeable dans cette station. Le flux dans la végétation

peut y être d'autant plus important que la capacité d'échange du sol plus faible que sur le plateau permet une plus grande disponibilité du potassium pour la végétation (Blanchet, 1969).

Le *calcium* est facilement entraîné par les eaux et enrichit ainsi le sol du talweg en calcium échangeable, permettant un flux dans la végétation plus important que sur le plateau.

Pour tenter d'apporter quelques précisions à ce sujet on a analysé les teneurs en cations d'échantillons de feuilles de *Dacryodes klaineana* et *Turraeanthus africana* (litière fraîche ramassée sur le sol) et de *Drypetes chevalieri* (feuilles cueillies sur l'arbuste) provenant d'individus situés à diverses hauteurs sur la pente entre le plateau et le talweg.

Les résultats, exprimés en fonction de l'altitude sur la pente (fig. 2), montrent une importante dispersion des points due en partie à ce que l'altitude notée est celle de la base du tronc alors que le système racinaire a une certaine extension. Cependant, les variations des teneurs en calcium et en potassium peuvent s'expliquer en considérant d'une part la granulométrie des sols, telle que la donne Perraud (1971) (tabl. VIII) et d'autre part l'horizon d'exploitation intense par les racines qui peut être estimé à 50 cm environ (fig. 3). La diminution de la teneur en calcium en bas de pente est liée à une lixiviation importante de cet élément sur sol sableux, alors que ce phénomène n'est pas sensible pour le potassium, élément bien retenu par le système sol-racines (Mathieu, 1972).

TABLEAU VIII

Teneur en argile des sols de plateau, pente et bas de pente sur les sables tertiaires (d'après Perraud, 1971a)

	Plateau	Pente forte	Bas de pente
Horizon : 0 - 10 cm	9,7	24,4	9,1
90 - 100 cm	22,3	22,6	11,5
Profondeur de l'horizon sablo-argileux	50 cm	5 cm	sablo-argileux à 120 cm

Les variations de teneur en *magnésium* sont plus difficiles à expliquer. Le sol superficiel (0-10 cm) est plus riche en magnésium échangeable sur le plateau, mais les réserves globales entre 0 et 50 cm sont plus grandes dans le talweg. Cependant, l'absorption de

magnésium par la végétation est sensiblement plus élevée sur le plateau.

L'enrichissement en cations du sol du talweg a pour conséquence une augmentation du pH dans cette station. La différence (de 3,6 à 4,3) est très

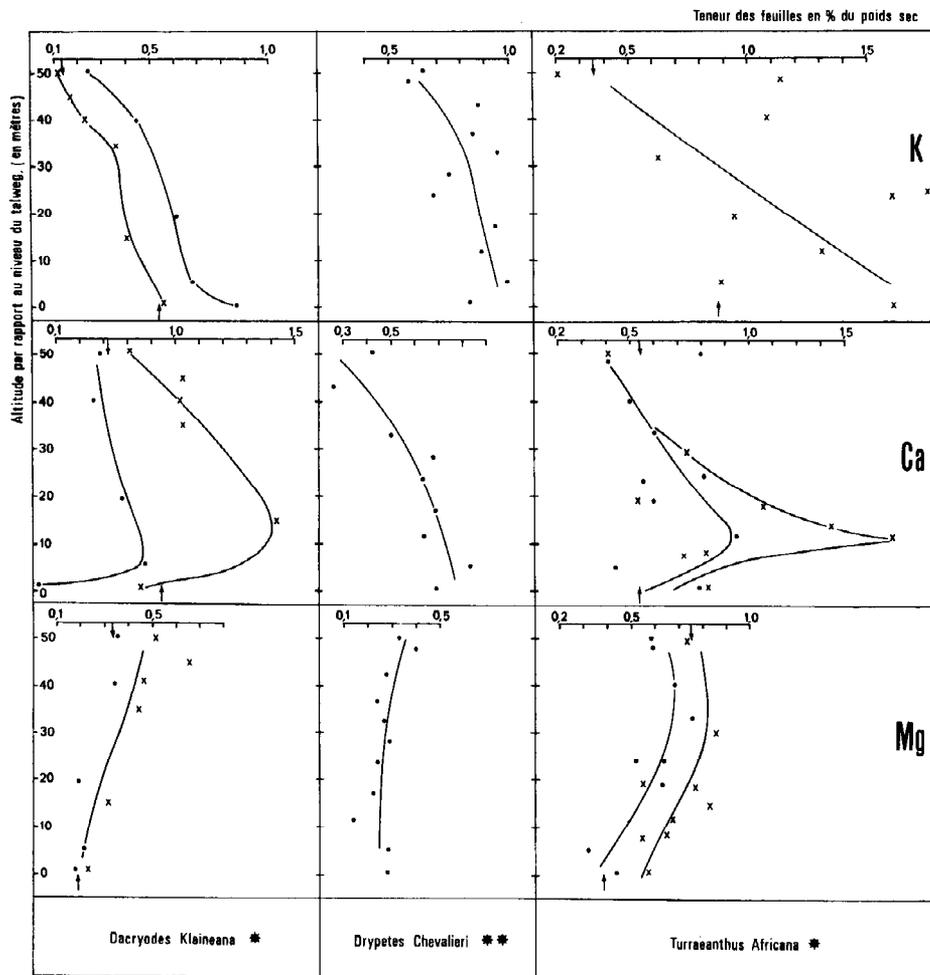


FIG. 2. — Teneur en cations des feuilles en fonction de l'altitude sur un versant.

* litière fraîche.

** feuilles prélevées sur la plante.

Les signes correspondent à des dates de prélèvements différents.

Les flèches indiquent la teneur moyenne d'un individu dans les stations de plateau et de talweg.

significative (risque inférieur à 1 %), et semble jouer un rôle important dans le cycle de la matière organique.

3.1.2. LE CYCLE DE LA MATIÈRE ORGANIQUE

La décomposition de la litière a été mesurée par différentes méthodes : calcul d'un coefficient de décomposition annuel et mensuel, fonction de la chute

de litière et de son accumulation sur le sol (Bernhard, 1970), perte de poids de lots de feuilles mis en place *in situ* (Bernhard-Reversat, 1972), calcul des variations saisonnières des quantités décomposées, à partir des courbes de perte de poids et d'apport au sol (Bernhard-Reversat, 1975b).

On a pu ainsi mettre en évidence au Banco un comportement différent de la litière d'une station à l'autre. On a observé que dans le talweg la vitesse

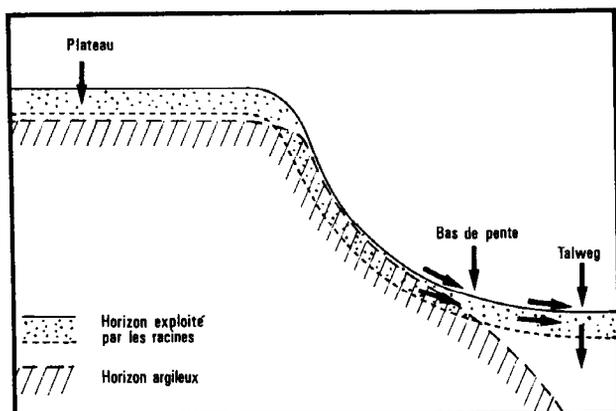


FIG. 3. — Schéma de la circulation des cations en relation avec la topographie (cas du calcium).

de décomposition était fortement accélérée pendant la saison des pluies alors qu'elle est moins influencée par ce facteur sur le plateau (pl. I) ; cette constatation permet de penser que dans le premier cas les pertes par lixiviation des éléments minéraux seront plus importantes, ceux-ci étant libérés au moment des fortes pluies qui provoquent un départ d'eau en profondeur par drainage. D'autre part, la décomposition est en moyenne plus rapide dans le talweg

que sur le plateau. Enfin, on a observé dans la litière du plateau la présence de composés hydrosolubles donnant une forte coloration brune et généralement considérés comme des produits humiques ou pré-humiques tels que les polyphénols ; (Harion *et al.*, 1975) ; ces composés sont absents ou peu abondants dans la litière du talweg. On a pu mettre en évidence l'influence du site d'origine sur l'abondance de ces substances en déplaçant des lots de litière d'un site à l'autre, influence qui peut être liée à la teneur en polyphénols des feuilles avant leur chute ; celle-ci dépendrait elle-même des conditions de milieu dans lesquelles croissent les arbres (F. Mangenot, 1966). Coulson *et al.* (1960) ont observé que les feuilles de hêtre croissant sur des sols pauvres en bases (mor) étaient plus riches en polyphénols que des feuilles de hêtre croissant sur sols riches en bases (mull). Il est possible que la même relation existe au Banco.

Ces polyphénols sont capables d'assurer une protection de la matière organique vis-à-vis de la décomposition en formant des complexes tanins-protéines ou tanins-cellulose (Coulson *et al.*, 1960 ; Dommergues, 1971). On aurait ainsi la formation, sur le plateau, d'une matière organique relativement stable qui s'accumule dans l'horizon superficiel du sol, cet horizon étant pauvre en matière organique dans le talweg (tabl. X).

TABLEAU X

Teneur en matière organique du sol du Banco, exprimée en % du sol sec, avec intervalle de confiance au risque 5 % (octobre/novembre)

Profondeur (cm)	Nombre de mesures	Plateau	Talweg	Différence	Risque
0 - 3	20	16 ± 4	4,2 ± 0,9	Significative (1)	1 ‰
3 - 10	20	4,5 ± 0,6	3,4 ± 0,8	Significative	5 ‰
10 - 30	10	3,2 ± 0,2	3,3 ± 0,6	Non significative	—
30 - 50	10	3,3 ± 0,3	3,5 ± 0,6	Non significative	—

La différence de teneur en matière organique entre plateau et bas de pente a été observée également par Perraud (1971b).

D'autres facteurs peuvent intervenir dans cette différenciation, et en particulier la faune du sol. Ainsi l'activité des vers de terre, qui est faible sur le plateau, est extrêmement importante dans le talweg (pl. I) (Huttel et Bernhard-Reversat, 1975).

3.1.3. L'AZOTE ET LE PHOSPHORE

Le cycle de l'azote est peu différent dans les deux sites où l'on observe cependant un taux annuel de

(1) La différence entre les variances rend le test peu valable pour l'horizon 0-3 cm, mais la différence de teneur en matière organique est évidente.



A



B



C

PLANCHE I. — Aspect du sol en forêt du Banco à la fin de la grande saison des pluies (août). (Photos G. Petiot)

A. Plateau. Noter le chevelu de racines affleurant à la surface du sol.

B. Talweg. Le sol est nu en grande partie et porte les traces des gouttes de pluie (« splash erosion »).

C. Talweg. Turrucules de vers de terre.

minéralisation *in situ* un peu plus élevé dans le talweg, en relation avec un rapport C/N plus faible (Bernhard-Reversat, 1974). La présence de tannins peut favoriser l'accumulation d'azote organique relativement stable sur le plateau.

Peu de données ont été recueillies dans le cadre du présent travail sur le cycle du phosphore. Néanmoins, il apparaît, au tableau IV, une très nette différence entre le plateau, ou l'écosystème entier est pauvre en phosphore, et le talweg où cet élément est plus abondant. Dans le premier cas, la forte activité biologique liée à la présence d'un horizon humifère constitue un élément de compétition très actif vis-à-vis de la végétation pour l'utilisation du phosphore, et explique la faible teneur en phosphore assimilable du sol et la pauvreté en phosphore de la végétation. Selon Igue *et al.* (1971) qui ont étudié des sols tropicaux en Costa-Rica, au-dessus d'une valeur du rapport C/P de 200 il n'y a pas de minéralisation nette du phosphore, et c'est le cas du sol du plateau (280 entre 0 et 50 cm) alors qu'un rapport C/P de 77 s'observe dans le talweg pour le même horizon.

3.2. L'influence de la roche-mère

Dans la région des schistes birrimiens en position de plateau le sol contient une forte quantité de graviers qui diminue les quantités de terre fine et d'éléments minéraux disponibles pour la végétation. Ces graviers représentent dans notre station de forêt 65 % du poids du sol entre 0 et 10 cm, 75 à 80 % entre 10 et 50 cm, pourcentage qui ne diminue pas avant une profondeur de 100 à 150 cm. La proportion de graviers est un peu moins élevée sous la plantation de framiré étudié : 40 à 50 % entre 10 et 50 cm.

3.2.1. CYCLE DES CATIONS

Dans ces conditions, malgré des teneurs en cations échangeables dans la terre fine plus élevées à Yapo qu'au Banco, les réserves, rapportées à la surface de sol, sont plus faibles ou de peu supérieures à Yapo. Cependant les estimations des réserves en cations échangeables du sol montrent peu de relations avec l'importance de l'immobilisation dans la végétation.

Ainsi l'absorption de *calcium* par la végétation est plus élevée à Yapo qu'au Banco ; en forêt comme en plantation les litières y ont une teneur plus forte. L'immobilisation dans le bois est encore plus repré-

sentative de ces conditions, le stock de calcium constitué par la biomasse ligneuse étant 1,6 fois plus grand à Yapo. Le tableau 11 montre qu'une même espèce a un bois plus riche en calcium dans cette station.

TABLEAU XI

Teneur en cations du bois de quelques espèces prélevées au Banco (B) et à Yapo (Y), en % de la matière sèche (chaque valeur concerne 1 à 4 individus)

Espèce	Station	K	Ca	Mg
Dacryodes Klaineana	B	0,09	0,34	0,12
	Y	0,09	0,48	0,03
Piptadeniastrum afri- canum	B	0,07	0,19	0,06
	Y	0,04	0,38	0,02
Coula edulis	B	0,05	0,13	0,05
	Y	0,03	0,40	0,01
Strombosia glauces- cens	B	0,11	0,31	0,11
	Y	0,09	0,57	0,03

Seules les teneurs des eaux de pluviollessivage ne reflètent pas cette différence qui concerne donc des formes non lessivables du calcium (calcium des parois cellulaires ou des vacuoles).

Le *potassium* et le *magnésium* sont au contraire présents en plus grande quantité dans l'écosystème du Banco que dans celui de Yapo. Dans le cas du potassium la différence ne s'observe qu'au niveau de l'immobilisation dans la biomasse, et les flux de potassium semblent indépendants du facteur roche-mère ; ceci est peut-être en relation avec le recyclage rapide de cet élément.

Dans le cas du magnésium c'est l'ensemble de l'immobilisation et des flux qui est 2 à 3 fois plus grand au Banco malgré des réserves du sol peu différentes.

Un des facteurs pouvant expliquer ces variations est la mobilité relative des cations considérés. Selon Bray (1954), Wiersum (1961) et d'autres auteurs, l'absorption d'un ion peu mobile se fait dans un volume de sol restreint autour des racines. Ainsi à Yapo la teneur élevée en calcium de la terre fine dans laquelle se trouvent les racines permet une absorption plus importante qu'au Banco, même si le stock total n'est pas plus grand. Dans ce cas, la densité de racines sera un facteur important (Baldwin, 1975) ; or elle est plus élevée à Yapo qu'au Banco si on considère la terre fine.

Par contre un ion plus mobile comme le potassium utilise un volume de sol plus grand et le stock présent dans l'horizon exploité par les racines pourra être limitant dans le cas d'un écosystème climacique, même si pour de jeunes arbres Voigt *et al.* (1964) trouvent que moins de 10 % du sol est exploité.

Enfin, interviennent des mécanismes complexes d'interaction entre les ions qui varient en fonction de la concentration du milieu (Kramer, 1969). Ainsi selon Epstein (1966) l'absorption de potassium en milieu concentré est inhibé par l'apport de calcium alors qu'il ne l'est pas en milieu peu concentré. Mais ces interactions étudiées sur des racines ou des plantes isolées sont encore très peu connues au niveau de l'écosystème.

L'analyse de l'eau de cours d'eau qui coulent en forêt montre que la teneur en potassium y est plus élevée à Yapo (tabl. V) ; bien que ces mesures n'apportent que peu de données sur les pertes réelles, elles suggèrent que celles-ci sont plus grandes à Yapo qu'au Banco. On notera également que le complexe échangeable représente environ 340 ou 460 équivalents/ha en forêt du Banco et 190 équivalents/ha à Yapo, ce qui implique une plus faible rétention des cations dans ce sol.

3.2.2. LE CYCLE DE LA MATIÈRE ORGANIQUE

La répartition en profondeur de la matière organique du sol correspond aux courbes théoriques que donne de Boissezon (1973) pour les sols ferrallitiques forestiers argilo-sableux (Yapo) et sablo-argileux (Banco plateau). En effet à Yapo on observe l'accumulation en surface liée à la formation de complexes entre l'argile et l'humus, qui limitent la migration en profondeur (Huttel et Bernhard-Reversat, 1975). Cependant la quantité totale de matière organique en forêt est plus grande au Banco (tableau II). Ceci correspond à un « turn-over » (apport annuel/stock du sol) plus rapide à Yapo (14 %) qu'au Banco (7 à 9 %) lié vraisemblablement à une activité biologique plus intense. Les mesures qui ont pu être faites concernant la faune n'ont pas montré de différence en faveur de Yapo (Huttel et Bernhart-Reversat, 1975).

3.2.3. LES CYCLES DU PHOSPHORE ET DE L'AZOTE

Le tableau IV montre que le cycle du phosphore semble dépendre plus de la situation topographique que de la roche-mère, et montre des caractères sem-

blables à Yapo et dans la station de plateau en forêt du Banco.

Il apparaît évident d'après le tableau III qu'il n'en est pas de même en ce qui concerne l'azote.

On a pu constater que l'activité minéralisatrice potentielle vis-à-vis de l'azote est plus grande à Yapo, en forêt aussi bien qu'en plantation. Ceci a été montré par des mesures de l'activité uréasique (faites selon la méthode de Mac Laren *et al.* (1957), dont les résultats moyens ont été : Banco plateau $10,2 \pm 1,8$, Banco talweg $13,2 \pm 1,3$, Banco framiré $13,1 \pm 1,4$, Yapo forêt $25,7 \pm 6,4$, Yapo framiré $20,3 \pm 2,2$ (en $\mu\text{g N}$ par g de sol par heure). Des incubations de sols enrichis en urée ont confirmé ces résultats (Bernhard-Reversat, 1974).

Cependant les mesures in situ de la minéralisation ont montré que le taux annuel par rapport à l'azote total était de 10, 12 et 16 % au Banco et de 8 à 6 % à Yapo.

La minéralisation immédiate de l'urée laisse supposer que le faible taux de minéralisation in situ à Yapo est dû à ce que l'azote du sol se trouve sous une forme difficilement dégradable. L'argile du sol pourrait intervenir en formant des complexes avec les protéines (Y. Dommerges et F. Mangenot, 1970). Mais les litières in situ montrent également une minéralisation plus faible à Yapo, où elle est presque nulle en forêt comme en plantation, qu'au Banco où elle atteint 8 à 12 kg/ha/an. Il est possible qu'intervienne là encore la formation de complexes entre les protéines et les tannins formés dans les feuilles et la litière (Coulson *et al.*, 1960 ; Flaig, 1968). Elle pourrait être liée à une mauvaise nutrition azotée, induite au départ par la teneur en argile du sol, ainsi qu'à une carence en phosphore (Davies, in Ovington, 1965).

Cependant, on n'observe pas de diminution de la nitrification par rapport à l'ammonification comme l'observent Rice et Panholly (1973) en relation avec la présence de tannins dans des écosystèmes climaciques ; dans toutes les stations étudiées ici la totalité de l'azote minéralisé dans le sol est nitrifiée, comme cela a été observé par d'autres auteurs en forêt ombrophile (Ellenberg, 1965 ; de Rham, 1971). On observe par contre cette inhibition de la nitrification dans la litière de Yapo et dans celle de la station de plateau au Banco (Bernhard-Reversat, 1974).

Ces problèmes ne peuvent être résolus sans une étude plus analytique comprenant en particulier le dosage des tannins dans la litière et le sol.

En conséquence, de ces observations on peut avancer soit un temps de « turn-over » de l'azote du sol plus long à Yapo qu'au Banco, soit à côté d'une masse d'azote qui participe au cycle biogéochimique l'existence d'un stock immobilisé à long terme et plus important à Yapo qu'au Banco. L'existence, en forêt tropicale, d'un humus « inactif » ne participant pas au cycle de la matière organique a été suggéré par certains auteurs dont de Boissezon (1973) et Cunningham (1962) qui suppose qu'en forêt tropicale c'est la matière organique fraîche qui produit l'azote minéral.

Ces différences entre les deux forêts sont reflétées par les flux d'azote dans l'écosystème, qui sont nettement plus faibles à Yapo (tabl. III).

D'autre part les teneurs des eaux de percolation (recueillies en lysimètres) et des eaux de cours d'eau sont plus élevées à Yapo qu'au Banco, ce qui laisse supposer, pour des systèmes en équilibre et recevant des pluies identiques, que les gains (fixation) y sont également plus grands. Mais nous ne possédons aucune données à ce sujet.

Il est certain cependant que les caractéristiques du cycle de l'azote sont très différentes en forêt sur sables tertiaires et en forêt sur schistes birrimiens.

4. CONCLUSION

Malgré l'imprécision qui caractérise l'étude des cycles biogéochimiques dans un écosystème aussi complexe que celui de la forêt dense, des différences stationnelles ont pu être mises en évidence. La topographie intervient essentiellement par la redistribution des cations qui conduit à des modifications dans le

comportement de la matière organique du sol, et de la nutrition minérale des arbres. La roche-mère, dans l'exemple étudié ici, intervient surtout par la granulométrie du sol (teneur en argile, graviers) et par la teneur en minéraux de ce sol.

Les cycles de l'azote, du calcium et du magnésium semblent fortement dépendants, ici, de la roche-mère. D'autres facteurs, dont le relief, semblent avoir l'influence prépondérante sur les cycles du potassium et du phosphore.

Les sables tertiaires et les schistes portent deux associations végétales différentes dont l'une (diospyromapanietum, sur schistes) est beaucoup plus riche que l'autre en espèces. G. Mangenot (1955) attribuait la pauvreté en espèces de la forêt sur sable à la pauvreté du sol en bio-éléments. Nos résultats ont montré que seul le calcium pouvait intervenir dans ce sens, et que les différences dans la nutrition minérale pouvaient être plus grandes entre deux situations topographiques sur un même substrat qu'entre les deux substrats. Les travaux de Lemée (1956) sur le potentiel hydrique des plantes des deux associations et ceux de Huttel (1975) sur l'utilisation des réserves en eau du sol sont en faveur de l'importance du facteur hydrique dans la différenciation de ces deux types de forêt. Il est cependant difficile de distinguer le facteur hydrique de la teneur en calcium dans l'étude de la répartition des groupements car tous deux sont liés dans le cas présent à la teneur en argile.

En conclusion, notre étude confirme la conception de la forêt ombrophile comme une mosaïque de milieux dont les mécanismes de fonctionnement différent, et dont nous n'avons étudié que quelques exemples.

Manuscrit reçu au S.C.D. de l'ORSTOM le 9 septembre 1976.

BIBLIOGRAPHIE

- BALDWIN (J.P.), 1975. — A quantitative analysis of the factors affecting plant nutrient uptake from some soils. *J. Soil Sci.* 26 : 195-206.
- BERNHARD (F.), 1970. — Etude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt sempervirente de Côte d'Ivoire. *Æcol. Plant.* 5 : 247-266.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), 1972. — Décomposition de la litière de feuilles en forêt ombrophile de basse Côte d'Ivoire. *Æcol. Plant.*, 7 : 279-300.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), 1974. — L'azote du sol et sa participation au cycle biogéochimique en forêt ombrophile de Côte d'Ivoire. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 11 : 263-282.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), 1975 (a). — Les cycles des macro-éléments. Recherches sur les écosystèmes de la forêt sub-équatoriale de basse Côte d'Ivoire. *La Terre et la Vie*, 29 : 229-254.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), 1975 (b). — *Recherches sur les cycles biogéochimiques des éléments minéraux majeurs en milieu forestier sub-équatorial (Côte d'Ivoire)*. Thèse, Orsay. *Multigr.*, ORSTOM, Paris, 121 p.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), 1976. — Essai de comparaison des cycles d'éléments minéraux en plantations de framiré (*Terminalia ivorensis*) et en forêt naturelle de Côte d'Ivoire. *Bois Forêts Trop.* n° 167 : 25-38.

- BERNHARD-REVERSAT (F.) et HUTTEL (C.), 1975. — Le cadre géographique. Recherches sur l'écosystème de la forêt sub-équatoriale de basse Côte d'Ivoire. *La Terre et la Vie*, 29 : 171-177.
- BLANCHET (R.), 1969. — Relations d'échanges et principaux facteurs de l'alimentation des plantes dans deux sols de texture différentes. *Ann. Agron.*, 20 : 457-474.
- BOISSEZON (P. de), 1973. — Les matières organiques des sols ferrallitiques. in : Les sols ferrallitiques, t. IV, *Initiations et doc. Techn.* n° 21, ORSTOM, Paris : 9-66.
- BRAY (R.H.), 1954. — A nutrient mobility concept of soil plant relationships. *Soil Sci.*, 78 : 9-22.
- COULSON (C.B.), DAVIES (R.I.) et LEWIS (D.A.), 1960. — Polyphenols in plant, humus and soil. I. Polyphenols of leaves, litter and superficial humus from mull and mor sites. *J. Soil Sci.*, 11 : 20-29.
- CUNNINGHAM (R.K.), 1962. — Mineral nitrogen in tropical forest soils. *J. Agric. Sci.*, 59 : 257-262.
- DOMMERGUES (Y.), 1971. — Interrelations sans caractère symbiotique entre la végétation et la microflore du sol : effet litière. in : *La vie dans les sols*, P. Pesson, Gauthiers Villars, Paris : 423-471.
- DOMMERGUES (Y.) et MANGENOT (F.), 1970. *Ecologie microbienne du sol*. Masson, Paris, 796 p.
- DUVIGNEAUD (P.), 1974. — *La synthèse écologique*. Doin, Paris, 296 p.
- ELLENBERG (H.), 1965. — Nitrogen content, mineralization and cycling. in : Productivité des écosystèmes forestiers. Coll. UNESCO-PBI. Bruxelles 1969 : 509-512.
- EPSTEIN (E.), 1961. — The essential role of calcium in selective cations transport by plant cells. *Plant. physiol.*, 36 : 437-444.
- FLAIG (W.), 1968. — Organische Verbindungen als Stickstoffquelle für die Ernährung der pflanzen. *Ann. Edafol. Agrobiol.*, 26 : 801-828.
- GUILLAUMET (J.L.) et ADJANOHOON (E.), 1971. — La végétation de la Côte d'Ivoire. in : *Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire*. Mém. ORSTOM, n° 50, ORSTOM, Paris : 157-263.
- HANRION (M.), TOUTAIN (F.), BRUCKERT (S.), JACQUIN (F.), 1975. — Etude des composés organiques hydrosolubles présents dans un sol brun acide et dans un podzol sous-Hêtre. I. Evolution comparée, *Æcol. Plant.*, 10 : 169-185.
- HUTTEL (C.), 1975. — Estimation du bilan hydrique. Recherche sur les écosystèmes de la forêt sub-équatoriale de basse Côte d'Ivoire. *La Terre et la vie*, 29 : 192-202.
- HUTTEL (C.), BERNHARD-REVERSAT (F.), 1975. — Biomasse végétale et productivité primaire, cycle de la matière organique. Recherches sur les écosystèmes de la forêt sub-équatoriale de basse Côte d'Ivoire. *La Terre et la Vie*, 29 : 203-228.
- IGUE (K.), FUENTES (R.) et BORNEMIZA (E.), 1971. — Mineralization de P organico en suelos acidos de Costa-Rica. *Turrialba*, 23 : 47-52.
- JORDAN (C.F.), KLINE (J.R.) et SASSCER (D.S.), 1972. — Relative stability of mineral cycles in forest ecosystems. *Amer. Naturalist*, 106 : 237-253.
- KRAMER (P.J.), 1969. — *Plant and soil water relationships : A modern synthesis*. Mc Graw-Hill Book Cie, New York.
- LEMEE (G.), 1956. — La tension de succion foliaire, critère écophysologique des conditions hydriques dans la strate arbustive des groupements végétaux en Côte d'Ivoire. *Natur. Montpel. Sci. Bot.*, 8 : 125-140.
- MAC LAREN (A.D.), RESHETKO (L.) et HUBER (W.), 1957. — Sterilization of soil by irradiation with an electron beam and some observation in Soil enzyme activity. *Soil Sci.*, 83 : 497-502.
- MANGENOT (G.), 1955. — Etudes sur les forêts des plaines et des plateaux de la Côte d'Ivoire. *Etudes Eburnéennes*, IFAN, 4 : 5-61.
- MANGENOT (F.), 1966. — Etude microbiologique des litières. *Bull. ENSAM*, 8 : 113-125.
- MATHIEU (P.), 1972. — *Apports chimiques par les précipitations atmosphériques en savane et sous forêt. Influence du milieu forestier intertropical sur la migration des ions et sur les transports solides (bassin de l'Amitioro, Côte d'Ivoire)*. Thèse, Nice, 454 p.
- MATHIEU (P.) et MONNET (C.), 1972. — *Apports chimiques par les eaux de pluie en savane et sous forêt en climat intertropical (Côte d'Ivoire)*. Rapport ORSTOM, multigr., Adiopodoumé, 153-45 p.
- OVINGTON (J.D.), 1965. — Nutrient cycling in woodlands. in : *Exp. Pedol.* Hallsworth et Grawford, ed., Butterworth Sci. Publ., Londres : 208-215.
- PERRAUD (A.), 1971 (a). — Les sols. in : *Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire*. Mém. ORSTOM, n° 50, ORSTOM, Paris : 265-391.
- PERRAUD (A.), 1971 (b). — *La matière organique des sols forestiers de la Côte d'Ivoire (Relations sol-végétation-climat)*. Thèse, Nancy, 87 p.
- RHAM (P. de), 1971. — L'azote dans quelques forêts, savanes et terrains de culture d'Afrique Tropicale humide. Thèse. Université de Lauzane. Buchdruckerei Berichthaus, Zurich, 124 p.
- RICE (E.L.) et PANCHOLY (S.K.), 1973. — Inhibition of nitrification by climax ecosystems. II. Additional evidence and possible role of tannins. *Amer. J. Bot.*, 60 : 691-702.
- ROOSE (E.J.), 1974. — Influence du type de plante et du niveau de fertilisation sur la composition des eaux de drainage en climat tropical humide. *Comm. XIII Journ. Hydraul.*, Paris, multigr., 8 p.
- ULRICH (B.), 1973. — Influence de la fertilisation sur le cycle des éléments nutritifs dans les écosystèmes forestiers. *Symp. Int. Utilisation des engrais en forêt*. FAO/JUFRO, Paris.
- VOIGT (G.K.), RICHARDS (B.N.) et MANNION (E.C.), 1964. — Nutrient utilization by young Pitch pine. *Soil. Sci. Soc. Amer. Proc.*, 28 : 707-709.
- WENT (F.M.) et STARK (N.), 1968. — Micorrhiza. *Bioscience*, 18 : 1035-1039.
- WIERSUM (L.K.), 1961. — Utilization of soil by the plant root system. *Pl. Soil.*, 15 : 189-192.